

Crecimiento y mortalidad de *Pinctada imbricata* (Mollusca: Pteridae) en Guamachito,
Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela

Growth and mortality of *Pinctada imbricata* (Mollusca: Pteridae) in Guamachito,
Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela

Jesús S. Marcano^{1*}

Antulio Prieto²

Asdrúbal Lárez¹

José J. Alió¹

Hargadys Sanabria¹

¹ Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA)

Ministerio de Ciencia y Tecnología

Apartado 236

Cumaná, Estado Sucre 6101, Venezuela

* E-mail: jmarcano@inia.gov.ve

² Departamento de Biología

Escuela de Ciencias

Núcleo de Sucre

Universidad de Oriente

Cumaná, Venezuela

E-mail: plica4@yahoo.com

Recibido en junio de 2004; aceptado en diciembre de 2004

Resumen

Se analizó el crecimiento, la distribución de tallas y la mortalidad de una población de *Pinctada imbricata* en Guamachito, Península de Araya, Venezuela, entre enero y diciembre de 2000. Los muestreos se realizaron mensualmente sobre transectos perpendiculares a la línea de la costa con una rastra artesanal, tomando también datos sobre temperatura, oxígeno disuelto y salinidad de la columna de agua. La distribución de tallas fue variable con un predominio de tallas entre 50 y 70 mm, que constituyeron el 75% de la población. La mayor cantidad de juveniles fue observada en marzo, cuando la longitud media en la población fue de 55.8 mm. Los promedios de los pesos húmedo y seco siguieron la misma tendencia, con valores mínimos en junio, julio, septiembre y octubre de 2000. Las relaciones longitud-peso húmedo y longitud-peso seco fueron altamente significativas ($P < 0.05$). Los parámetros de la ecuación de crecimiento estacionalizada de von Bertalanffy fueron $L_{\infty} = 85.15$ mm; $K = 1.42$ año⁻¹, $t_s = 0.2$, y $C = 0.20$; indicando un crecimiento lento ($WP = 0.42$) en el periodo de julio a noviembre, asociado con los parámetros ambientales del área con una longevidad estimada en 3 años. La mortalidad total fue de 14.35 año para los individuos pequeños (10–36 mm) y 3.45 año, para los individuos grandes (36–84 mm). La alta tasa de crecimiento de *P. imbricata* muestra ser una ventaja para considerarla como una especie con potencial para actividades de acuicultura en la región. El banco ostrícola presenta buenas condiciones para mantener una explotación pesquera sostenida, tomando en consideración parámetros pesqueros como la captura registrada, el esfuerzo óptimo, la talla mínima de extracción, la mortalidad por pesca y la mortalidad natural.

Palabras clave: bivalvo, ostra perla, *Pinctada imbricata*, crecimiento, mortalidad, Venezuela.

Abstract

Growth, size distribution and mortality of *Pinctada imbricata* from Guamachito, Araya Peninsula, Venezuela, were analyzed between January and December 2000. Monthly samples were taken on perpendicular transects to the coastline with an artisanal dredge, and data on sea surface temperature, dissolved oxygen and salinity were registered. The size distribution was variable, with a predominance of size between 50 and 70 mm in length, which represented 75% of the population. The greatest amount of juveniles was observed in March, when the mean length of the population was 55.8 mm. The variation in mean wet and dry weights presented a similar trend, with minimum values in June, July, September and October. The length/wet weight and length/dry weight relationships were highly significant ($P < 0.05$). The parameters of the seasonal von Bertalanffy growth equation were

$L_{\infty} = 85.15$ mm, $K = 1.42$ yr⁻¹, $t_s = 0.2$ and $C = 0.20$, indicating a slow growth in the period from July to November ($WP = 0.42$) that could be associated with the environmental conditions of the area. Longevity was estimated to be three years. Total mortality rate (Z) was 3.45 per year for small individuals (10–36 mm) and 14.36 per year for the larger individuals (36–84 mm). The high growth rate of *P. imbricata* supports its use for aquacultural purposes in the region. The Guamachito oyster bank shows good conditions to support sustained fishery exploitation, considering fishery parameters such as registered catch, optimal effort, minimum extraction size, fishing mortality and natural mortality.

Key words: bivalve, pearl oyster, *Pinctada imbricata*, growth, mortality, Venezuela.

Introducción

La ostra perla *Pinctada imbricata* L. es un bivalvo de la familia Pteridae ampliamente distribuida en el Océano Atlántico desde Carolina del Norte, EUA, hasta Brasil en América del Sur. Se desarrolla en áreas poco profundas generalmente en zonas de corales, conchas y praderas de *Thalassia testudinum* en profundidades de 5 a 30 m, con aguas relativamente claras (Abbott, 1974; Lodeiros *et al.*, 1999).

La especie fue muy importante en el Caribe subtropical debido al gran interés que históricamente despertó la producción de perlas (MacKenzie *et al.*, 2004). Aunque otras especies del mismo género, como *P. margaritifera* en la Polinesia francesa y *P. fucata* en Australia y Japón desempeñan actualmente un papel económico de primer orden por la gran producción de perlas, en el Mar Caribe esta actividad ha perdido el auge de épocas pasadas y en la actualidad se utiliza la carne de las ostras para el consumo en fresco en los bancos naturales del oriente de Venezuela (Novoa *et al.*, 1998; Marcano, 2001). La explotación de las ostras está regulada por la Resolución INAPESCA No. 009 del 12 de agosto de 2002, la cual establece un periodo de extracción del 15 de marzo al 30 de julio. Recientemente se han desarrollado estudios destinados a examinar la factibilidad de su cultivo potencial, tanto en poblaciones naturales como bajo condiciones controladas (Urban, 2000; Lodeiros, *et al.*, 2002; Lodeiros y García, 2004).

Esta especie es muy abundante en las costas nororientales de América del Sur, formando densos bancos en el Mar Caribe, tanto en Colombia como en Venezuela. Existen pocas investigaciones sobre *P. imbricata* en comparación con otras especies del mismo género. La mayoría de los estudios realizados en Venezuela han estado orientados hacia aspectos reproductivos (Marcano, 1984; Ruffini, 1984), índice de engorda (León y Millán, 1996), evaluación del recurso (Salaya y Salazar, 1972), producción somática en una población natural (Verginelli y Prieto 1991) y estudios ecotoxicológicos (Lodeiros, 1999; Nusetti *et al.*, 2004).

El objetivo de este estudio fue analizar el crecimiento, en talla, de una población de *P. imbricata* situada en el banco ostrícola de Guamachito, costa norte de la Península de Araya, Estado Sucre, y establecer un modelo de crecimiento estacional de la especie.

Materiales y métodos

Las muestras de *P. imbricata* fueron recolectadas de enero a diciembre de 2000, en Guamachito, localidad situada en la costa norte de la Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela

Introduction

The pearl oyster, *Pinctada imbricata* L. is a bivalve of the family Pteridae widely distributed in the Atlantic Ocean, from North Carolina, USA, to Brazil in South America. It thrives in shallow and relatively clear waters, generally in zones of coral reefs, shells and *Thalassia testudinum* beds, at depths from 5 to 30 m (Abbott, 1974; Lodeiros *et al.*, 1999).

The species used to be very important in the subtropical Caribbean Sea because of the historical interest in pearl exploitation (MacKenzie *et al.*, 2004). Although other species of the same genus, such as *P. margaritifera* in French Polynesia and *P. fucata* in Australia and Japan, currently perform a first order economic role as a result of their high production of pearls, in the Caribbean Sea this activity has lost its previous importance and nowadays the meat of the oysters is used for fresh consumption in the natural banks of eastern Venezuela (Novoa *et al.*, 1998; Marcano, 2001). Oyster exploitation is regulated by INAPESCA Resolution No. 009 of 12 August 2002, which establishes a season from 15 March to 30 July. Recent studies, however, have examined the feasibility of its potential culture, both in natural populations and under controlled conditions (Urban, 2000; Lodeiros *et al.*, 2002; Lodeiros and García, 2004).

This species is very abundant on the northeastern coast of South America, forming dense banks in the Caribbean Sea, both in Colombia and in Venezuela. Few studies have been conducted on *P. imbricata* in comparison to other species of the same genus. Most of the studies carried out in Venezuela have dealt with reproductive aspects (Marcano, 1984; Ruffini, 1984), growth index (León and Millán, 1996), evaluation of stock abundance (Salaya and Salazar, 1972), somatic production in a natural population (Verginelli and Prieto, 1991), and ecotoxicology (Lodeiros, 1999; Nusetti *et al.*, 2004).

The purpose of this study was to analyze the growth, in length, of a population of *P. imbricata* from the Guamachito oyster bank, on the northern coast of the Araya Peninsula, Sucre State, and to establish a seasonal growth model for the species.

Materials and methods

Samples of *P. imbricata* were collected from January to December 2000 in Guamachito, located in the Araya Peninsula, Venezuela (10°38'N–64°19'W, 10°39'N–64°5'W).

(10°38'N, 64°19'W y 10°39'N, 64°5'W). El sustrato del área es areno-fangoso, con restos de piedra y cubierto parcialmente con *T. testudinum*. Los vientos alisios del noroeste caracterizan la zona costera, la cual presenta extrema aridez y muy poca vegetación.

Para la extracción de las muestras se empleó una rastra artesanal de 1 m de pala por 0.80 m de saco. Se establecieron seis transectos en el área de distribución de *P. imbricata*, perpendiculares a la costa y separadas 500 m entre sí. De cada uno se extrajeron tres réplicas con la rastra, trabajando a profundidades de 2 a 12 m. A los ejemplares recolectados se les determinó la longitud máxima, *Lt* (medida desde la charnela hasta el borde inferior), con un vernier de precisión 0.05 mm; el peso húmedo total de la carne (*Pt* en gramos), fue medido en una balanza con precisión 0.0001 g; mientras que el peso seco de las partes blandas (*Ps* en gramos) se determinó secando el tejido a 70°C hasta peso constante, de acuerdo a lo señalado por Crisp (1971).

Las relaciones entre los pesos (*Ph* y *Ps*) y la longitud (*Lt*) se determinaron por la ecuación $P = a L_t^b$ ajustada por el método de los mínimos cuadrados (Wilburg y Owen, 1964), y la significancia estadística de la correlación se estimó utilizando el método de Hotelling (Sokal y Rohlf, 1995).

La composición de tallas de la fracción de la población muestreada mensualmente se analizó mediante el uso de histogramas de frecuencias, elaborados con intervalos de clase de 2 mm. También se evaluó la variación del peso húmedo (*Ph*) durante el periodo de muestreo.

Los parámetros de crecimiento, L_∞ (longitud máxima teórica) y *K* (coeficiente de crecimiento), se estimaron utilizando la forma estacional de crecimiento de von Bertalanffy. Con este propósito se utilizó, en primer lugar, el método de Battacharya (1967), para descomponer gráficamente las distribuciones multimodales de frecuencias, suponiendo normalidad en cada componente. Luego, para obtener estimados preliminares de L_∞ , *K* y los valores de oscilación estacional (*C* y *WP*), se utilizaron los métodos de Gulland y Holt (1959), Fabens (1965) y Munro y Pauly (1983). Finalmente, se aplicó el análisis de superficie de respuesta (*Rn*) a fin de conocer la forma estacional del modelo según Pauly y Gaschutz (1979) y Gayanilo *et al.*, (1989), el cual quedó representado por la ecuación:

$$Lt = L_\infty [1 - \exp((-K(t - t_o) + (Ck/2\pi) \sin 2\pi(t - t_s)))]$$

donde *C* es la amplitud de oscilación del crecimiento, t_o es el tiempo a partir del cual comienza a crecer el bivalvo, y t_s es el periodo del año cuando el crecimiento es máximo. Estos métodos, basados en el análisis de datos de frecuencia de longitud, forman parte del paquete computarizado FISAT (Gayanillo and Pauly, 1997).

La mortalidad total de la población se estimó utilizando el método de la curva de captura linealizada, con tallas convertidas a edades (Pauly, 1983), según la expresión $\log_e (N/\Delta t) = a - bt$, donde $-b = Z$ es la tasa instantánea de mortalidad total.

The substrate of the area is muddy-sand with remnants of gravel and partially covered with *T. testudinum*. Trade winds from the northeast are characteristic of the coastal area, which exhibits extreme aridity and very little vegetation.

The samples were extracted using an artisanal trawl, with a 1-m scoop and a sac of 0.80 m in depth. Each month, six transects were established in the area of distribution of *P. imbricata*, perpendicular to the coastline and separated 500 m from each other. Three trawls were made in each, working at depths of 2 to 12 m. The maximum length (*Lt*) of each animal (taken from the hinge to the inferior margin) was measured using a caliper with a precision of 0.05 mm; the total wet weight of the soft tissue (*Pt* in grams) was measured in a balance with a precision of 0.0001 g; and the dry weight of the soft tissue (*Ps* in grams) was determined by drying the samples in a stove at 70°C until constant weight, according to Crisp (1971).

The relations between wet and dry weights and length were determined by the equation $P = a L_t^b$ fitted by the least squares method (Wilburg and Owen, 1964), and the statistical significance of the correlation was estimated by the Hotelling method (Sokal and Rohlf, 1995).

The size composition of the fraction of the population evaluated monthly was analyzed by frequency histograms, using class intervals of 2 mm. The variation in wet weight during the sampling period was also evaluated.

The growth parameters, L_∞ (theoretical maximum length) and *K* (growth coefficient), were estimated using the seasonal von Bertalanffy growth equation. First, the Battacharya (1967) method was used to graphically decompose the multimodal frequency distributions, assuming normality in each component. Then, the preliminary estimates of L_∞ , *K* and the values for seasonal oscillation (*C* and *WP*) were obtained according to Gulland and Holt (1959), Fabens (1965) and Munro and Pauly (1983). Finally, the response surface analysis (*Rn*) was used to know the seasonal form of the model according to Pauly and Gaschutz (1979) and Gayanilo *et al.* (1989), which was represented by the equation:

$$Lt = L_\infty [1 - \exp((-K(t - t_o) + (Ck/2\pi) \sin 2\pi(t - t_s)))]$$

where *C* is the amplitude of growth oscillation, t_o is the time at which the bivalve starts growing, and t_s is the period of the year when growth is maximum. These methods, based on the analysis of frequency of length data, are part of the FISAT computerized software package (Gayanillo and Pauly, 1997).

Total population mortality was estimated using the linearized catch curve, with sizes converted to age (Pauly, 1983), according to the expression $\log_e (N/\Delta t) = a - bt$, where $-b = Z$ is the instantaneous rate of total mortality.

During each sampling period, sea water temperature (°C), salinity (‰) and dissolved oxygen (mg L⁻¹) were determined according to the methods described by Strickland and Parsons (1972).

En cada muestreo se determinaron, la temperatura superficial (°C), la salinidad (‰) y el oxígeno disuelto del agua (mg L⁻¹), de acuerdo con los métodos descritos por Strickland y Parsons (1972).

Resultados

La estimación de los parámetros de la ecuación de crecimiento de *P. imbricata* en el banco de Guamachito sugiere que la especie es de rápido crecimiento con una longevidad máxima teórica de 3 años. Los ajustes obtenidos por los métodos de Gulland y Holt (1959) y Fabens (1965), fueron muy semejantes, con valores de 85.5 mm y 87.27 mm respectivamente, difiriendo de los 72.18 mm obtenidos por Munro y Pauly (1983). Así, los mejores ajustes para la ecuación del crecimiento con estacionalidad fueron: $L_{\infty} = 85.15$ mm, $K = 1.42$ año⁻¹; $C = 0.20$; $WP = 0.42$; $t_s = 0.2$ y $Rn = 1.39$. La expresión final del modelo estacional (fig. 1) está representada por la ecuación:

$$L_t = 85.15 [1 - e^{-1.42 t + (0.20 \times 1.42 / 2 \pi) \sin 2\pi (t - 0.2)}]$$

Se compararon diferentes curvas de crecimiento de *P. imbricata* estimadas en otros estudios y en diferentes localidades, utilizando el parámetro (Φ') Phi prima (Munro y Pauly,

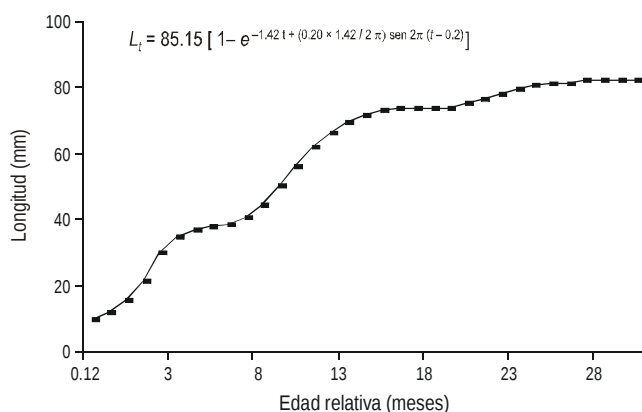


Figura 1. Curva de crecimiento estacional de *Pinctada imbricata* en el banco ostrícola de Guamachito, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela.

Figure 1. Seasonal growth curve of *Pinctada imbricata* in Guamachito oyster bank, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela.

Results

The estimation of parameters for the growth equation of *P. imbricata* in the Guamachito oyster bank suggests that this species grows fast and has a life span of three years. The fits obtained using the methods of Gulland and Holt (1959) and Fabens (1965) were very similar, with values of 85.5 and 87.27 mm, respectively, but differ from the 72.18 mm obtained using Munro and Pauly's (1983) method. Thus, the best fits for the seasonal growth equation were: $L_{\infty} = 85.15$ mm, $K = 1.42$ yr⁻¹, $C = 0.20$, $WP = 0.42$, $t_s = 0.2$ and $Rn = 1.39$. The final expression for the seasonal model (fig. 1) is represented by the equation:

$$L_t = 85.15 [1 - e^{-1.42 t + (0.20 \times 1.42 / 2 \pi) \sin 2\pi (t - 0.2)}]$$

Different growth curves of *P. imbricata*, estimated in other studies and in different locations, were compared using the Phi prime (Φ') parameter (Munro and Pauly, 1983; Pauly and Munro, 1984). This test suggests that development of growth is reflected by (Φ') = $\log_{10} K + 2 \log_{10} L_{\infty}$ and the results show that the Φ' values were very similar (table 1).

The monthly size structure of the population was very variable during 2000 (fig. 2), with a dominance of bivalves in the size range 50–70 mm, which represented 77% of the population. The proportion of juveniles was low, the greatest amount occurring in March. The mean size for the oyster bank during this year was 55.8 mm.

Mean wet and dry weight of meat showed high values in February–May, August and October–November, while low values were observed in June–July, September and December (fig. 3), with significant differences among the monthly mean values ($P < 0.05$). The equation relating total wet weight to shell length was $Pt = 0.00007 Lt^{3.15}$ ($r^2 = 0.84$; $n = 1352$).

Monthly variation of dry weight followed the same trend as wet weight, with minimum values in June, July, September and December. The equation relating dry weight to shell length was $Ps = 0.00001 Lt^{3.71}$ ($r^2 = 0.90$, $n = 300$). There were no significant differences between the regression coefficients (b) of the equations relating shell length with total wet weight or dry weight, so a common equation was used.

Analyzing the relative total abundance of size distribution in the population, two groups can be distinguished that dominate numerically, one from 10 to 36 mm and another

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de *Pinctada imbricata* estimados por diferentes autores en distintas localidades.
Table 1. Growth parameters of *Pinctada imbricata* estimated by different authors in several locations.

Localidad	L_{∞}	K	Φ'	Fuente
Pariche	74.69	1.41	3.8957	Verginelly y Prieto (1991)
Guajira colombiana	84.00	0.9939	3.8459	Urban (2000)
Cubagua	77.54	1.67	4.0017	Marcano (2001)
Guamachito	85.15	1.42	4.0126	Este trabajo

1983; Pauly y Munro, 1984). Esta prueba sugiere que el desarrollo del crecimiento está reflejado por $(\Phi') = \log_{10} K + 2 \log_{10} L_{\infty}$ y los resultados indican que los valores de Φ' son muy similares (tabla 1).

La estructura de frecuencias mensuales de tallas en la población fue muy variable durante 2000 (fig. 2), observándose siempre un predominio de bivalvos con longitudes en el intervalo de 50 a 70 mm, los cuales constituyeron el 77% de la población. La proporción de individuos juveniles fue baja, detectándose la mayor cantidad en marzo de 2000. El promedio de talla para el banco durante el año fue de 55.8 mm.

Los promedios de peso seco y húmedo de la carne presentaron valores altos en los periodos febrero–mayo, agosto y octubre–noviembre, mientras que los mínimos se observaron en junio–julio, septiembre y diciembre (fig. 3), detectándose diferencias significativas entre los promedios mensuales ($P < 0.05$). La ecuación que relacionó el peso total con la longitud de la concha estuvo representada por la ecuación $Pt = 0.00007 Lt^{3.15}$ ($r^2 = 0.84$; $n = 1352$).

La variación mensual del peso seco siguió la misma tendencia del peso total, con promedios mínimos en junio, julio, septiembre y diciembre de 2000. La relación entre el peso seco y la longitud estuvo representada por la ecuación $Ps = 0.00001 Lt^{3.71}$ ($r^2 = 0.90$, $n = 300$). No se detectaron diferencias significativas entre los coeficientes de regresión en las relaciones entre longitud total de la concha y peso húmedo total y peso seco, por ello se utilizó una ecuación común en ambos casos.

Al analizar la abundancia total relativa de la distribución de tallas en la población se pueden distinguir dos grupos que dominan numéricamente, uno de 10 a 36 mm de Lt y otro de 38 a 88 mm (fig. 4). Al estimar la mortalidad total en los dos grupos se determinó que los individuos con tallas entre 10 y 36 mm presentaron una tasa de mortalidad $Z =$ de 14,35, que es equivalente a una mortalidad anual del 99%, mientras que en los individuos más grandes (en el intervalo de 36 a 84 mm)

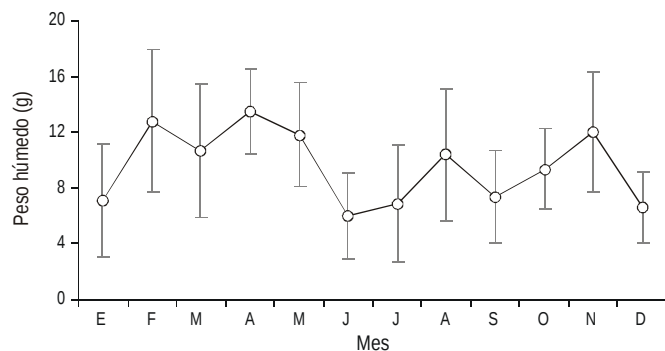


Figura 3. Variación mensual ($\bar{X} \pm DE$) del peso total de *Pinctada imbricata* recolectada en el banco ostrícola de Guamachito, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela.

Figure 3. Monthly variation ($\bar{X} \pm SD$) of total weight of *Pinctada imbricata* from Guamachito oyster bank, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela.

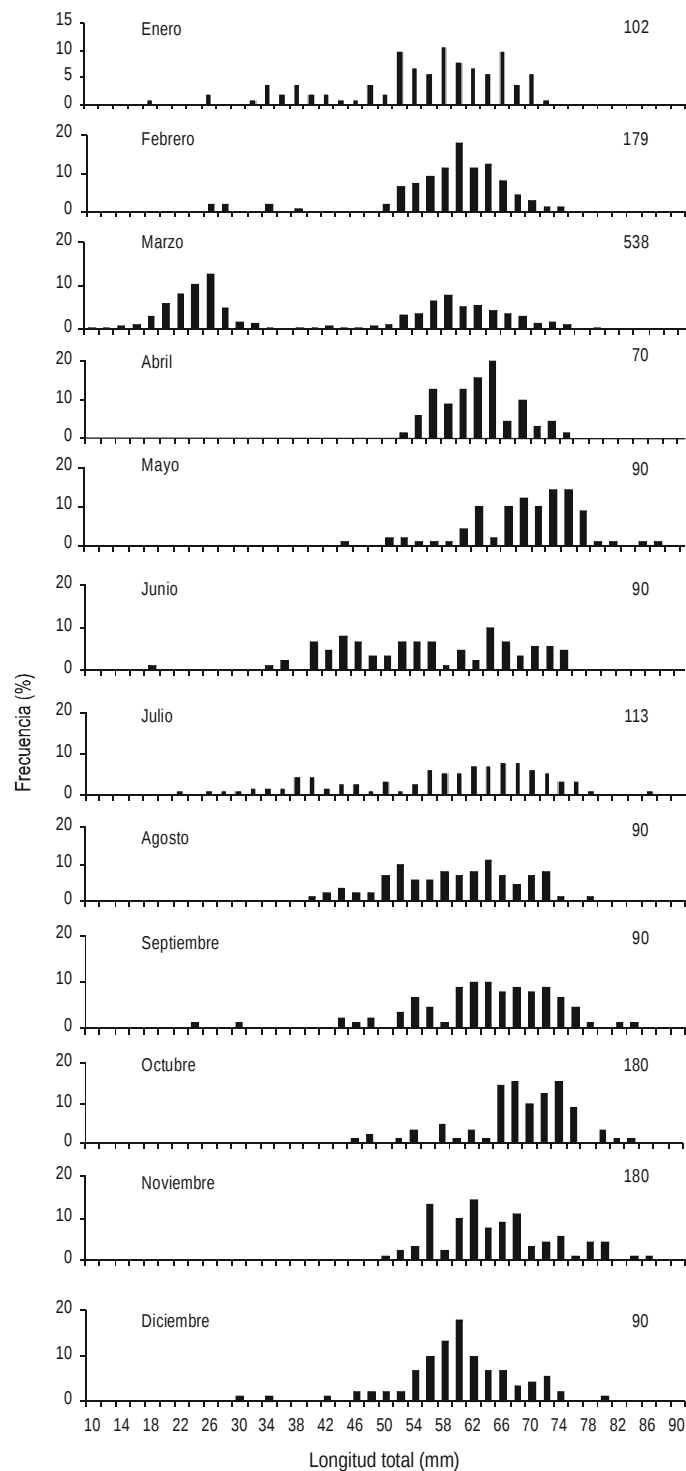


Figura 2. Histograma mensual de frecuencias de la longitud total de *Pinctada imbricata* en el banco ostrícola de Guamachito, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela.

Figure 2. Total length-frequency histograms of *Pinctada imbricata* from Guamachito oyster bank, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela.

from 38 to 88 mm of total length (fig. 4). Estimating the total mortality rate of both groups, it was determined that animals with sizes between 10 and 36 mm presented a Z value of 14.36,

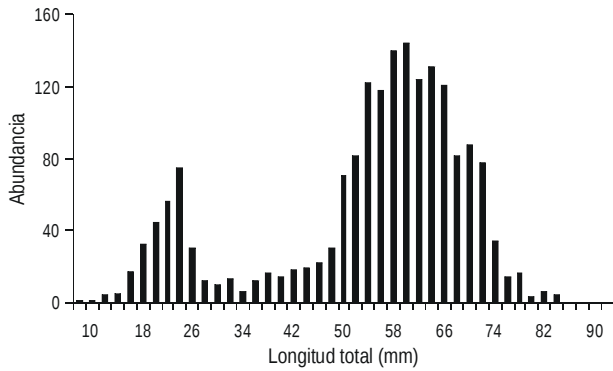


Figura 4. Histograma de frecuencia total de longitud en *Pinctada imbricata* del banco ostrícola de Guamachito, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela.

Figure 4. Frequency histogram of total length in *Pinctada imbricata* from Guamachito oyster bank, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela.

se obtuvo un valor de $Z = 3.96$, equivalente a una mortalidad anual del 96 % (fig. 5).

La temperatura del agua varió entre 24.8°C (abril de 2000) y 28.5°C (septiembre de 2000), con una media de 25°C $\pm$ 0.12 (fig. 6). La salinidad tuvo escasa variación, con valores entre 36.2‰ (mayo de 2000) y 37.3‰ (enero de 2000). La concentración del oxígeno disuelto presentó un patrón irregular, con valores bajos de noviembre a diciembre de 2000 y valores altos de abril a julio de 2000 (fig. 6).

Discusión

La amplitud de la oscilación del crecimiento de *P. imbricata* (indicada por $C = 0.20$) estaría asociada principalmente con las variaciones de los parámetros ambientales en el área durante las estaciones de lluvia y sequía, ya que la temperatura presenta una variación estacional de 4–5°C y la salinidad varía en hasta 2‰. El punto de invierno ($WP = 0.42$) indica que las diferencias en las tasas de crecimiento de los organismos fueron significativas, teniendo lugar el crecimiento más lento en talla durante el periodo entre julio y noviembre, con un punto medio en agosto; mientras que t_s , que representa el crecimiento máximo del año, fue 0.2 y se observó en el primer semestre con un punto medio en febrero. Estas variaciones en las tasas de crecimiento en longitud de este bivalvo, se explican por las condiciones ambientales del área. Así, de enero a junio en la zona tienen lugar surgencias costeras caracterizadas por bajas temperaturas del agua y grandes contenidos de nutrientes y biomasa fitoplanctónica, originando un periodo de elevada productividad primaria. En contraste, de julio a noviembre la zona presenta un periodo de estratificación de las capas superficiales del mar, con una contracción de la zona productiva e incrementos de temperatura y baja disponibilidad del fitoplancton (Griffiths y Simpson, 1972; Ferraz-Reyes, 1989). No se analizó si la disminución del crecimiento en este periodo está relacionada con la transferencia de energía hacia

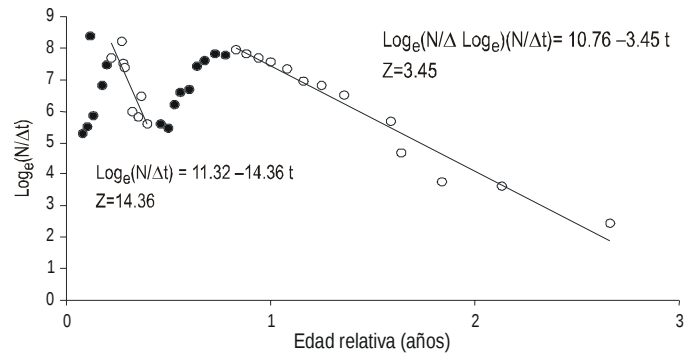


Figura 5. Curva de captura linealizada de *Pinctada imbricata* del banco ostrícola de Guamachito, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela, para la determinación de la mortalidad natural (Z) en dos grupos de datos de longitud: (○) datos incluidos en la regresión; (●) datos excluidos de la regresión.

Figure 5. Linearized catch curve of *Pinctada imbricata* from Guamachito oyster bank, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela, for the determination of total mortality (Z) in two groups of length data points: (○), data used in the regression; (●) data excluded from the regression.

which is equivalent to an annual mortality of 99%, while larger animals (36–84 mm) showed a Z value of 3.45, which is equivalent to an annual mortality of 96% (fig. 5).

Water temperature ranged from 24.8°C (April 2000) to 28.5°C (September 2000), with an average of 25 $\pm$ 0.12 (fig. 6). Salinity had little variation, with values between 36.2‰ (May 2000) and 37.3‰ (January 2000). Dissolved oxygen concentration showed an irregular pattern, with low values in November and December 2000, and high values from April to July 2000 (fig. 6).

Discussion

The amplitude of the oscillation of growth of *P. imbricata* (shown by $C = 0.20$) is mainly associated with variations of environmental parameters in the study area during the rainy and dry seasons, since temperature shows a seasonal change of 4–5°C and salinity changes up to 2‰. The winter point ($WP = 0.42$) indicates that differences in growth rates were significant, and that slower growth in size took place during July and November, with a mean point in August, while t_s that represents the maximum growth of year (0.2) was observed during the first semester of the year, with a mean point in February.

These variations in the length growth rates of this bivalve can be explained by the environmental conditions of the area. Coastal upwelling occurs from January to June, characterized by low water temperature, high nutrient concentration and phytoplankton biomass, originating a high primary productivity period. In contrast, from July to November the area presents a period of stratification of the surface sea water layers, with a contraction of the productive zone and increases in temperature, and low availability of phytoplankton (Griffiths and

otros tejidos, especialmente las gónadas, pero se ha informado que en *Lyropecten nodosus* y *Pinna carnea* sometidas a cultivo suspendido, ocurre una disminución del crecimiento del tejido muscular durante el período de formación de gametos (Narváez *et al.*, 2000; Mendoza *et al.*, 2001).

El valor de L_{∞} (85.15 mm) obtenido en la localidad de Guamachito para *P. imbricata* fue ligeramente superior al reportado por Urban (2000) en una población de la Guajira colombiana ($L_{\infty} = 84.00$), y muy superior al estimada por Verginelli y Prieto (1991) en una población del Golfo de Cariaco ($L_{\infty} = 74.69$), en la cual las longitudes máximas no sobrepasaron los 76 mm. El valor de la tasa de crecimiento en la población estudiada ($K = 1.41 \text{ año}^{-1}$) fue muy superior a las informadas previamente. Esto indica que Guamachito constituye una zona con condiciones excelentes para el desarrollo del bivalvo, el cual puede alcanzar una longitud de 61 mm un año después de su fijación. A pesar de esto, el ritmo de crecimiento de *P. imbricata* es menor que el del bivalvo *Arca zebra*, arcido de gran importancia comercial en el oriente de Venezuela que comparte la misma área geográfica y alcanza una talla de 58 mm a los seis meses después de su fijación. Probablemente la mayor producción de materia orgánica de *A. zebra*, y en consecuencia su más alto cociente producción/biomasa (P/B), así como la excesiva e irracional explotación de los bancos de la ostra perla, sean las principales razones (entre otras) del desplazamiento de *P. imbricata* por *A. zebra*, de sus antiguos bancos, como lo han sugerido Salaya y Salazar (1972) y Lárez y Marcano (1982).

Los valores de Φ' calculados para la especie a partir de los parámetros de crecimiento estimados en trabajos previos y en este estudio, están distribuidos normalmente. Munro y Pauly (1983), así como Pauly y Munro (1984), encontraron que las especies en una misma familia, tienen valores similares de Φ' y calcularon este parámetro para gran número de especies encontrando que, dentro de una familia, los valores de Φ' están normalmente distribuidos.

El patrón de reclutamiento de juveniles encontrado en Guamachito, concentrado en marzo, coincide parcialmente con el registrado por Verginelli y Prieto (1991) en una población explotada de Pariche, Golfo de Cariaco, Estado Sucre. Sin embargo, estos autores también recolectaron juveniles en otros meses del periodo de muestreo (marzo de 1985 a marzo de 1986), utilizando un método basado en buceo autónomo y cuadrantes de 0.0625 m^2 . Las diferencias en la estructura de tallas de ambas poblaciones pueden deberse a cualquiera de las siguientes causas: (a) la utilización de diferentes métodos de muestreo; (b) la existencia de estrategias variables de desove y fijación de reclutas en la especie, dependientes de las condiciones hidroquímicas e hidrográficas en cada localidad; y (c) muy relacionada con la anterior, la complicada sexualidad de las especies del género *Pinctada*, que maduran por primera vez como machos y luego cambian a hembra, exhibiendo un comportamiento protándrico que en algunos casos muestra variaciones impredecibles. El proceso de cambio de sexo puede estar potencialmente relacionado con la disponibilidad

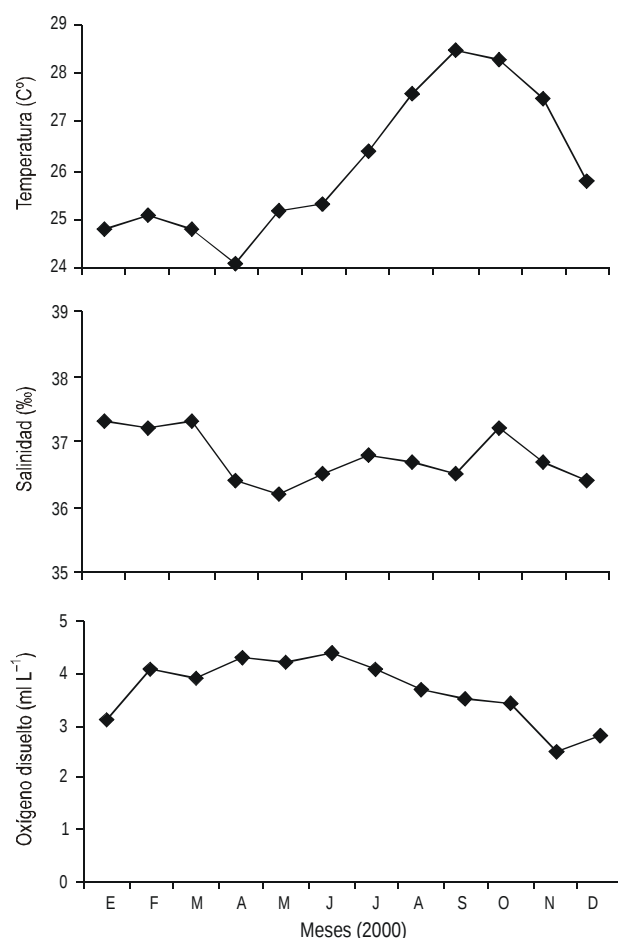


Figura 6. Variación mensual media de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en el banco ostrícola de Guamachito, Península de Araya, Estado Sucre, Venezuela.

Figure 6. Monthly mean variation of temperature, salinity and dissolved oxygen in Guamachito oyster bank, Araya Peninsula, Sucre State, Venezuela.

Simpson, 1972; Ferraz-Reyes, 1989). We did not analyze whether the reduction in growth rate during this period is associated with the transfer of energy towards other tissues, especially the gonads, but it has been reported that in *Lyropecten nodosus* and *Pinna carnea*, grown under suspended culture conditions, there is a reduction in muscular tissue growth during the period of gamete formation (Narváez *et al.*, 2000; Mendoza *et al.*, 2001).

The L_{∞} value (85.15 mm) obtained for *P. imbricata* in Guamachito was slightly higher than the one reported by Urban (2000) for a population from the Colombian Guajira ($L_{\infty} = 84.00$), and much higher than the value estimated by Verginelli and Prieto (1991) for a population from the Gulf of Cariaco ($L_{\infty} = 74.69$), in which maximum lengths were not greater than 76 mm. The metabolic growth value for the population studied ($K = 1.41 \text{ yr}^{-1}$) was much higher than other values reported previously. This would indicate that Guamachito is an area with excellent conditions for the

de alimento en el ambiente (Tranter, 1958; Rose *et al.*, 1990; Saucedo y Monteforte, 1997; Pouvreau *et al.*, 2000).

La distribución general de frecuencias de tallas fue bimodal, lo que indica que los reclutas se agregan estacionalmente a la población. Esto contrasta con la distribución unimodal reportada para una población de la Guajira colombiana (Urban, 2000). La presencia de distribuciones de tallas multimodales puede considerarse normal para una especie con una estrategia de reproducción sincrónica y varios desoves anuales provenientes de individuos con diferentes edades, como se ha informado para *P. margaritifera* de la Polinesia francesa (Pouvreau *et al.*, 2000).

El promedio de talla encontrado en el banco ostrícola de Guamachito para *P. imbricata* (55.8 mm), es similar al reportado por Marcano (2001), para organismos de la Cabecera de la Isla Cubagua, Estado Nueva Esparta, Venezuela (55.32 mm). En consistencia con este criterio, la talla mínima comercial de extracción de 50 mm es adecuada, considerando además que la porción explotable del total de las ostras es la constituida por animales de talla superior a la sugerida, y que en este banco esa porción constituye 79.6% de la población. En el Mar Caribe colombiano, Borrero *et al.* (1996) señalan para esta especie una talla mínima comercial de 50 mm *Lt*.

Las tendencias observadas en los promedios de peso seco coinciden con la informada para la misma especie en Pariche (Golfo de Cariaco). La variación del peso seco en un animal estándar de 40 mm *Lt*, evaluada por ecuaciones mensuales de regresión *Ps-Lt*, presentó disminuciones de peso de julio a noviembre (Verginelli y Prieto, 1991). Estas variaciones probablemente se relacionen con la fase de post desove o reposo sexual durante la cual se reabsorbe el tejido gonadal. No existen en la zona estudios histológicos sobre la gametogénesis de *P. imbricata*. Sin embargo, investigaciones realizadas en la Guajira colombiana han señalado que la baja condición fisiológica observada de julio a diciembre, representada por bajos pesos secos, se debe a la escasez de nutrientes y fitoplancton ocasionada por la reducción de las surgencias costeras en tal período, sugiriendo que el ciclo gametogénico de la especie depende más de la disponibilidad de alimento que de la temperatura (Verginelli y Prieto, 1991).

La mortalidad observada a partir de la curva de captura indica la existencia de dos tendencias en la población: en los individuos pequeños, con intervalo de tallas de 10 a 36 mm, la mortalidad total observada ($Z = 14.35$) fue mayor que en los individuos grandes en el intervalo de 37 a 88 mm ($Z = 3.45$). Este patrón también ha sido reportado en *Donax dentifer* (Riascos y Urban, 2002) y, dado que la población está sometida a explotación comercial, se supone que estos valores de mortalidad total incluyen tanto la mortalidad natural como la de pesca.

Generalmente se supone que los individuos pequeños de ostra perla son más vulnerables a la depredación que los grandes, debido a la fragilidad de su concha que los hace presa fácil de distintos grupos de invertebrados como crustáceos y gasterópodos perforadores. Urban (2000) documentaron en el Mar

development of the bivalve, which can reach a length of 61 mm one year after settling. In spite of this, the growth rate of *P. imbricata* is lower than that of a sibling species, *Arca zebra*, a bivalve of the family Arcidae of great commercial importance in eastern Venezuela, which shares the same geographic area and can reach a length of 58 mm six months after settling. It is probable that the higher production of organic matter by *A. zebra*, and consequently its higher production/biomass ratio (P/B), together with the excessive and irrational exploitation of the pearl oyster banks, are the main causes, among others, for the displacement of *P. imbricata* by *A. zebra* from its former banks, as has been suggested by Salaya and Salazar (1972) and Lárez and Marcano (1982).

The Φ' values calculated for *P. imbricata* from the growth parameters estimated in previous works and in this study were normally distributed. Munro and Pauly (1983) and Pauly and Munro (1984) observed that species within a same family have similar Φ' values and calculated this parameter for a great number of them, finding that within a family the values of Φ' are normally distributed.

The pattern of juvenile recruitment found in Guamachito, concentrated in March, partially coincides with the recruitment registered by Verginelli and Prieto (1991) for an exploited population from Pariche, Gulf of Cariaco, Sucre State. These authors also collected juveniles in other months of the sampling period (March 1985 to March 1986), using a method based on SCUBA diving and quadrats of 0.0625 m². Differences in size structure of both populations can be associated with any of the following causes: (a) utilization of different sampling methods; (b) the presence of variable spawning and settling strategies of recruits in the species, depending on the hydrochemical and hydrographic conditions in each location; and (c) closely related to the previous one, the complicated sexuality of species of the genus *Pinctada*, which mature for the first time as males and later change sex to females, exhibiting a protandric behavior that in some cases shows unpredictable variations. The process of sex reversal can be associated with food availability in the environment (Tranter, 1958; Rose *et al.*, 1990; Saucedo and Monteforte, 1997; Pouvreau *et al.*, 2000).

The general distribution of size frequencies was bimodal, which indicates that recruits accrue seasonally to the population. This contrasts with the unimodal distribution reported for a population in the Colombian Goajira (Urban, 2000). The presence of multimodal size distributions can be considered normal for a species with a continuous reproductive strategy and several spawnings in the year from individuals of different ages, as reported for *P. margaritifera* from French Polynesia (Pouvreau *et al.*, 2000).

The mean size of *P. imbricata* found in the Guamachito oyster bank (55.8 mm) is similar to the one reported by Marcano (2001) for an oyster bank in Cabecera de Cubagua, Nueva Esparta State, Venezuela (55.32 mm *Lt*). Consistent with this criterion, the minimum commercial size of 50 mm is

Caribe colombiano la depredación en colectores y sistemas de cultivo experimentales de ostra perla, por gasterópodos del género *Cymatium* spp. (Familia Ranellidae): *C. pileare*, *C. cingulatum* y *C. nicobaricum*, así como por varias especies de crustáceos pertenecientes a las familias Portunidae, Xanthidae, Magidae y Palinuridae. En sistemas de cultivos del Golfo de Cariaco, Venezuela, también se ha señalado la presencia de gasterópodos del género *Cymatium*, los cuales entran a las cestas como larvas, y crecen rápidamente para consumir ostras juveniles (Lodeiros *et al.*, 2002).

No se determinó la curva de crecimiento en peso debido a la variabilidad observada por los continuos periodos de desove. Éstos hacen difícil el acoplamiento entre el crecimiento de la concha y el de los tejidos, situación característica de bivalvos tropicales (Rajagopal *et al.*, 2002).

Los estudios sobre dinámica poblacional de *P. imbricata* revisten una complejidad característica debido a la cercanía geográfica de los diferentes bancos que se localizan en el oriente de Venezuela. Por ello, para entender correctamente la dinámica de las diferentes poblaciones de la especie es necesario relacionar este proceso con el patrón de historia de vida del bivalvo en cada uno de ellos.

Los resultados obtenidos en la presente investigación indican que *P. imbricata* presenta una tasa de crecimiento alta, alcanzando el tamaño comercial antes de un año después de su fijación. La mayor cantidad de juveniles se observó en marzo de 2000, aunque la tasa de reclutamiento fue baja. La talla mínima sugerida para la extracción es de 50 mm. Estas características indican que la especie en el área presenta excelentes condiciones para soportar una explotación sostenida, tomando en consideración otros parámetros pesqueros tales como la captura y el esfuerzo óptimo, la talla mínima de extracción, la mortalidad por pesca y la mortalidad natural. También puede ser utilizada en programas de cultivos controlados que contemplen medidas de protección contra depredadores para disminuir la alta mortalidad de juveniles. Debido al interés estratégico alimentario de este recurso, reservado de manera exclusiva a los pescadores artesanales, se plantea la necesidad de iniciar estudios dirigidos a la determinación de parámetros biológico-pesqueros que conlleven a la administración racional de este recurso en el oriente de Venezuela.

Agradecimientos

La presente investigación fue parcialmente financiada por el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) y por el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (Proyecto CI-5-1001-1094/02).

Referencias

- Abbott, R.T. (1974). American Seashells. 2nd ed., D. van Nostrand Reinhold Co., New York, pp. 1–663.
- Battacharya, C. (1967). A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23: 115–135.

appropriate, considering also that the exploitable portion of the oysters in a bank is the one composed of individuals of a size greater than the one suggested and that in Guamachito oyster bank it represents 79.6% of the population. In the Colombian Caribbean Sea, Borrero *et al.* (1996) indicate a commercial size of 50 mm *Lt* for this species.

The pattern of variation of the mean dry weights coincides with that reported for the same species in Pariche, Gulf of Cariaco. The dry weight variation of a standard animal of 40 mm *Lt*, evaluated by monthly length-dry weight relations, showed reductions in weight from July to November (Verginelli and Prieto, 1991). These variations are probably related to the post-spawning phase or sexual repose during which the gonadal tissue is reabsorbed. There are no histological studies in the area about the gametogenesis of *P. imbricata*; however, studies made in the Colombian Goajira indicate that the low physiological condition observed from July to December, represented by low dry weights, is associated with a scarcity of nutrients and phytoplankton in the water, induced by a reduction of coastal upwelling during this period of the year. This suggests that the gametogenic cycle of the species depends more on food availability than on temperature (Verginelli and Prieto, 1991).

The mortality observed from the catch curve indicates the existence of two tendencies in the population: the mortality observed ($Z = 14.36$) for small individuals, ranging in length from 10 to 36 mm, was higher than that observed ($Z = 3.45$) for large individuals, from 37 to 88 mm. This pattern has also been reported for *Donax dentifer* (Riascos and Urban, 2002) and since the population is under economic exploitation, it is assumed that the total mortality values include both natural and fishing mortality.

The small individuals of the pearl oyster are generally supposed to be more vulnerable to predation than larger individuals, because of the fragile condition of their shells that makes them easy prey of different types of invertebrates like crustaceans and boring gastropods. Urban (2000) documented, for the Colombian Caribbean Sea, the predation in collectors and experimental cultures of the pearl oyster by gastropods of the genus *Cymatium* (family Ranellidae: *C. pileare*, *C. cingulatum* and *C. nicobaricum*), as well as by several species of crustaceans of the families Portunidae, Xanthidae, Magidae and Palinuridae. In culture systems in the Gulf of Cariaco, Venezuela, the presence of gastropods of the genus *Cymatium* has also been reported; they enter the culture baskets as larvae, grow fast and consume juvenile oysters (Lodeiros *et al.*, 2002).

The weight growth curve was not determined due to the variability induced by the continuous spawning periods, which makes the matching between shell and tissue growth difficult, a characteristic situation of tropical bivalves (Rajagopal *et al.*, 2002).

Studies on the population dynamics of *P. imbricata* have an associated complexity derived from the close geographical proximity of the different banks in eastern Venezuela. Hence, a proper understanding of the population dynamics makes it

- Borrero, J., Díaz, J. y Seczon, A. (1996). Las ostras períferas (Bivalvia, Pteridae) en el Caribe colombiano. Inst. Inv. Mar y Costeras (INVEMAR). Serie de Publicaciones Especiales, No. 1, 53 pp.
- Crisp, D.J. (1971). Energy flow measurements. Chapter 12. In: Methods for the Study of Marine Benthos. IBP Handbook No. 16, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 334 pp.
- Fabens, A.J. (1965). Properties and fitting of the von Bertalanffy growth curve. *Growth*, 29: 265–285.
- Ferraz-Reyes, E. (1989). Influencia de los factores físicos en la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica en el Golfo de Cariaco (Venezuela). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela*, 28: 47–56.
- Gayanilo, F. and Pauly, D. (1997). FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FISAT) Reference Manual. FAO Comp. Info. Ser. (Fisheries), 8, 262 pp.
- Gayanilo, F., Soriano, M. and Pauly, D. (1989). A draft guide to the compleat ELEFAN. ICLARM Software No. 265.
- Griffiths, J. y Simpson, J.G. (1972). Afloramientos y otras características oceanográficas de las aguas costeras del noroeste de Venezuela. Serie Recursos y Explotación Pesquera, MAC/PNUD/FAO Caracas, 2: 1–72.
- Gulland, J.A. and Holt, S.J. (1959). Estimation of growth parameter for data at unequal time intervals. *J. Cons. CIEM*, 25: 47–49.
- Lárez, A. y J. Marcano (1982). Informe sobre la explotación de los bancos ostrícolas en Nueva Esparta y Sucre. Informe Técnico MAC, 18 pp.
- León, L. y Millán, Q. (1996). Variación del índice de condición y de la condición bromatológica de la ostra perlífera *Pinctada imbricata* Röding 1798 (Mollusca: Bivalvia) en Las Cabeceras, Isla de Cubagua, Venezuela. *Mem. Soc. Cien. La Salle*, 146: 23–41.
- Lodeiros, C. (1999). Selección de especies de bivalvos representantes de ambientes marino-costeros con potencialidades para su empleo en evaluaciones de toxicidad. Informe Servicio INTEVEP S.A., 67 pp.
- Lodeiros, C. and García, N. (2004). The use of sea urchins to control fouling during suspended culture of bivalves. *Aquaculture*, 231: 293–298.
- Lodeiros, C., Marín, B. y Prieto, A. (1999). Catálogo de Moluscos del Nororiente de Venezuela: Clase Bivalvia. Edición APUDONS, Cumaná, Venezuela, 9 placas, pp. 1–109.
- Lodeiros, C., Pico, D., Prieto, A., Narváez, N. and Guerra, A. (2002). Growth and survival of the pearl oyster *Pinctada imbricata* (Röding 1768) in suspended and bottom culture in the Golfo de Cariaco, Venezuela. *Aquacult. Int.*, 10: 327–338.
- MacKenzie, C., Troccoli, L. and Leon, L. (2004). History of the Atlantic pearl-oyster *Pinctada imbricata* industry in Venezuela and Colombia, with biological and ecological observations. *Mar. Fish Rev.*, 65(1): 1–20.
- Marcano, J.S. (2001). Evaluación de la pesquería de la ostra de perla *Pinctada imbricata* en el oriente de Venezuela. INIA, Informe técnico de gestión anual, 18 pp.
- Marcano, V. (1984). Aspectos biológicos de la reproducción en la ostra perla *Pinctada imbricata* (Röding, 1798), de Punta Las Cabeceras, Isla de Cubagua, Venezuela. Universidad de Oriente, Trabajo especial de grado, Cumaná, Venezuela, 74 pp.
- Mendoza, Y., Freitas, L., Núñez, P. y Lodeiros, C. (2001). Alternativas para el cultivo final del pectínido *Lyropecten (Nodipecten) nodosus* (Linne, 1758) en el golfo de Cariaco, Estado Sucre, Venezuela. En: Memorias II Congreso Suramericano de Acuicultura. Venezuela 99. Puerto La Cruz, Venezuela.
- Munro, J.L. and Pauly, D. (1983). A simple method for comparing growth of fishes and invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 1: 5–6.
- Narváez, N., Lodeiros, C., Freitas, L., Núñez, M., Pico, D. y Prieto, A. (2000). Abundancia de juveniles y crecimiento de la concha necessary to connect this process to the life history pattern of the bivalve in each bank.
- The results obtained in the present study indicate that *P. imbricata* presents a fast growth rate, reaching commercial size before one year after recruitment. The highest number of juveniles in Guamachito oyster bank was observed in March 2000, although the recruitment rate was low. The minimum recommended size for extraction is 50 mm. These characteristics suggest that the species in the study area presents good conditions to support a sustained fishery, considering several other fishery parameters, such as capture and optimal effort, minimum extraction size and fishing and natural mortalities. The species can also be used in controlled culture programs, which should include measures to protect juvenile oysters from predation to reduce their mortality. As a result of the strategic alimentary interest of this resource, whose exploitation is reserved exclusively for artisanal fishers, there is a need for studies to determine the fishery and biological parameters that would allow a rational exploitation of the resource in eastern Venezuela.

Acknowledgements

The present research was partially financed by Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) and by Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (project CI-5-1001-1094/02).

English translation by the authors.

abanico *Pinna carnea* (Gmelin 1791) en cultivo suspendido. *Rev. Biol. Trop.*, 48: 785–795.

Novoa, D., Mendoza, J., Marcano, L. y Cárdenas, J. (1998). El Atlas Pesquero Marítimo de Venezuela. MAC-SARPA y VECER, Caracas, 197 pp.

Nusetti, O., Marcano, L., Zapata, E., Nusetti, S., Esclapes, M. y Lodeiros, C. (2004). Defensas inmunológicas y estrés oxidativo en el bivalvo marino *Pinctada imbricata* (Mollusca: Pteridae) expuesto a niveles de Fuel Oil. *Interciencia*, 29(6): 324–328.

Pauly, D. (1983). Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. *FAO Fish Tech. Pap.*, 234: 52.

Pauly, D. and Gaschutz, G. (1979). A simple method for fitting oscillating length data with a program for pocket calculators. *ICESCA*, 6: 24 pp.

Pauly, D. and Munro, J.L. (1984) Once more on the comparison of growth in fish and invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 2(1): 21.

Pouvreau, S., Gangnery, A., Tiapari, J., Lagarde F., Garmier, M. and Godoy, A. (2000). Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl *Pinctada margaritifera* (Bivalvia: Pteridae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). *Aquat. Living Resour.*, 13: 37–48.

Rajogopal, S., Venugolapan, V.P., Nair, K.V.K., Jenmer, H.A. and Dan Hartog, C. (2002). Reproduction growth rate and culture potential of the green mussel *Perna viridis* (L.) in Edaiyur backwater, east coast of India. *Aquaculture*, 162: 187.

Riascos, J. y Urban, H.J. (2002). Dinámica poblacional de *Donax dentifer* (Veneridae: Donacidae) en la Bahía Málaga, Pacífico colombiano durante el fenómeno “El Niño” 1997–1998. *Rev. Biol. Trop.*, 50: 1123.

- Rose, R., Dybdahl, R.E. and Harders, S. (1990). Reproductive cycle of the western Australian silverlip pearl oyster *Pinctada maxima* (Jamenson) (Mollusca: Pteridae). *J. Shellfish Res.*, 9: 261–272.
- Ruffini, E. (1984). Desarrollo larval experimental de la ostra perlífera *Pinctada imbricata* y algunas observaciones sobre su reproducción en el banco natural de Punta Las Cabeceras, Isla de Cubagua, Venezuela (trabajo especial de grado). Universidad de Oriente, Depto. de Biología, 51 pp.
- Salaya, J.J. y Salazar, L. (1972). Exploraciones y explotaciones de la ostra perla *Pinctada imbricata* en Venezuela. Informe Técnico No. 44. Proyecto de Investigación y Desarrollo Pesquero. MAC/PNUD/FAO, Caracas, Venezuela, 52 pp.
- Saucedo, P. and Monteforte, M. (1997). Breeding cycle of pearl oysters *Pinctada mazatlanica* and *Pteria sterna* (Bivalvia: Pteriidae) at Bahía de La Paz, Baja California Sur, Mexico. *J. Shellfish Res.*, 16(1): 103–110.
- Sokal, R. and Rohlf, F. (1995). Biometry. 3rd ed. W.H. Freeman, New York, 889 pp.
- Strickland, J.D. and Parsons, T.R. (1972). Manual of Seawater Analysis. Bull. Fish Res. Bd. Canada, 310 pp.
- Tranter, D.J. (1958). Reproduction in Australian pearl oyster (Lamellibrachia). I. *Pinctada albina* (Lamarck): Primary gonad development. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 9: 135–143.
- Urban, H.J. (2000). Culture potential of the pearl oyster *Pinctada imbricata* from the Caribbean. I. Gametogenic activity, growth, mortality and production of a natural population. *Aquaculture*, 189: 361–373.
- Verginelli, R. y Prieto, A. (1991). Producción secundaria de *Pinctada imbricata* en una población del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Acta Cient. Venez.*, 42: 138–144.
- Wilburg, K.M. and Owen, C.M. (1964). Growth. In: K.M. Wilburg and C.M. Younge (eds.), *Physiology of Mollusca*. Academic Press, New York, pp. 212–242.